Är kladistisk metodik tillämpbar på bristfälligt kända parasitstekelgrupper?

GÖRAN NORDLANDER

Nordlander, G.: Är kladistisk metodik tillämpbar på bristfälligt kända parasitstekelgrupper? [Are cladistic methods applicable to poorly known groups of parasitic Hymenoptera?] – Ent. Tidskr. 105: 31–35. Uppsala, Sweden 1984. ISSN 0013-886x.

The immense number of species in the parasitic Hymenoptera and our scanty knowledge of these insects are considered important factors restraining many taxonomists from using cladistic methods and applying the principles of phylogenetic systematics to parasitic Hymenoptera. The author claims that cladistic methods are also applicable to groups where most species are undescribed and knowledge regarding character distributions is fragmentary. The cladistic analysis results in the construction of a systematic framework that can be fully accounted for and is accessible to criticism. Thus, the analysis can be renewed whenever new data appear or previous data are re-interpreted. In this way, successive additions to the systematic knowledge of a group can be made. The present classification of most parasitic Hymenoptera is contrasted to a phylogenetic classification. In the non-phylogenetic system, taxa are usually rigidly defined by the presence or absence of certain characters. Thus, many of these taxa are non-monophyletic, based on symplesiomorphies. Further, groups possessing conspicuous specialized characters are generally given a higher taxonomical rank than their sister-group. It is suggested that groups lacking autapomorphies but differing distinctly from potential sister-groups due to their possession of plesiomorphic character-states may be provisionally treated as monophyletic groups (interim groups) in the phylogenetic classification, so long as there exists no evidence against their monophyly.

G. Nordlander, Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Plant and Forest Protection, P.O. Box 7044, S-750 07 Uppsala, Sweden.

Parasitsteklarna är en kolossalt artrik djurgrupp. Antalet existerande stekel-arter i världen har uppskattats till mellan 200 000 (Masner 1979) och en miljon (Illies 1983), varav mer än 3/4 kan antas utgöras av parasitsteklar. Endast en liten del av dessa parasitsteklar är kända. I synnerhet är en mycket liten andel av alla små parasitsteklar som finns i tropiska områden beskrivna (Hespenheide 1979).

Den fylogenetiska systematikens principer och kladistisk metodik (se Hennig 1966, Eldredge & Cracraft 1980, Wiley 1981, Bremer & Wanntorp 1982) har hittills tillämpats i relativt liten utsträckning på parasitsteklar. Endast inom familjen Braconidae (Ichneumonoidea) har den fylogenetiska systematiken tillämpats mer allmänt (t ex Griffiths 1964, Achterberg 1976a, b, 1984, Mason 1981). Inom familjen Eucoilidae (Cynipoidea) har en första början till en fylogenetisk klassificering nyligen anlagts (Nordlander 1981, 1982a, b). Ett flertal avhandlingar som utgörs av kladistiska studier av grupper inom överfamiljen Chalcidoidea lär också vara på gång i USA och Kanada (Gibson 1982 och muntl.).

Parasitsteklarnas oöverskådliga mångfald och vår bristfälliga kännedom om många grupper kan vara orsaker till att flertalet parasitstekeltaxonomer ännu tvekar att tillämpa kladistisk metodik. Det stora antalet arter medför att även en produktiv taxonom kan ägna hela sitt livs forskning åt beskrivning av arter inom en enda familj av parasitsteklar. Klassificeringen ovan artnivå tjänar då ofta enbart som ett praktiskt system att sortera in arterna i. Tvekan råder nog också ifall det är meningsfullt att försöka rekonstruera en fylogeni för grupper, där endast en bråkdel av

arterna är beskrivna och där fördelningen av karaktärer på grupper därigenom är fragmentariskt känd.

I det följande kommer jag att hävda att den kladistiska metodiken är både möjlig att använda för bristfälligt kända parasitstekelgrupper och dessutom nödvändig, för att vi successivt skall kunna öka vår kunskap om dessa gruppers systematik. Jag skall börja med att se på den nu rådande klassificeringen på släktnivå.

Nuvarande klassificering

Klassificeringen på släktnivå erbjuder stora problem, eftersom antalet släkten inom familjerna ofta är oöverskådligt stort, samtidigt som släktskapsförhållandena mellan släktena är ytterst diffust kända. Inom stora delar av dagens parasitstekelklassificering är släktena typologiskt definierade genom vissa kombinationer av karaktärstillstånd. Karaktärerna är oftast valda utifrån vad som är lätt iakttagbara (''diagnostiska'') karaktärer och vad som är traditionellt använda karaktärer inom gruppen.

På detta sätt karaktäriseras släktena i denna klassificering genom närvaron eller frånvaron av vissa karaktärer. Under förutsättning att det inte rör sig om en reduktion av en tidigare förekommande karaktär, är frånvaron av en karaktär inget som helst tecken på släktskap. För att ta ett exempel från ett annat område är avsaknaden av fjädrar hos reptilerna inget stöd för att de däri ingående grupperna sinsemellan är närmare besläktade, än vad någon av dessa grupper är med fåglarna. Däremot är förekomst av fjädrar en användbar karaktär. Fjädrar började utbildas hos en art från vilken alla fåglar härstammar. Genom att karaktären kan identifieras som någonting nytt på en viss nivå i utvecklingen, kan den också användas som stöd för att alla arter, som har denna karaktär (i denna eller vidare förändrad form), utgör en enhet med gemensamt ursprung. Alla karaktärer är naturligtvis nya någon gång under utvecklingshistorien. Det gäller alltså att finna vid vilken relativ tidpunkt dessa evolutionära nyheter uppkom och att vid en analys av släktskapsförhållanden endast använda dem på sin rätta nivå.

Kladistisk analys

Den kladistiska metodiken innebär att utvecklingshistorien rekonstrueras på grundval av karaktärer, som utgör evolutionära nyheter på någon nivå och som därigenom binder samman grupper av varierande omfattning i ett hierarkiskt system. I den kladistiska terminologin benämnes relativt sett nya karaktärer *apomorfa* och relativt ursprungliga karaktärer *plesiomorfa*. Man kan också uttrycka sig så att en viss karaktär kan ha flera tillstånd, som i förhållande till varandra är apomorfa eller plesiomorfa. Det är viktigt att understryka, att ett apomorft tillstånd omfattar ett visst karaktärstillstånd och alla ytterligare förändringar av detta. Dessa ytterligare förändrade karaktärstillstånd utgör sedan nya, allt mer inskränkta karaktärer.

Den kladistiska analysen kräver alltså att man bedömer vilket som är det mer ursprungliga av två karaktärstillstånd. Detta gör man genom att undersöka den aktuella karaktärens tillstånd i grupper, som man på grundval av övriga karaktärer ej anser ingår i de grupper analysen gäller (Jong 1980, Watrous & Wheeler 1981). Om exempelvis endast det ena av två karaktärstillstånd, som finns inom de analyserade grupperna, också finns i grupperna utanför, så bedöms detta som det plesiomorfa tillståndet (Fig. 1). Omfattningen av de grupper som ingår i utom-gruppsjämförelsen varierar, beroende på vilken nivå den apomorfa karaktären uppkommit. Om karaktären saknas i grupper utanför de som man analyserar, kan man ofta med stöd av andra karaktärer minska den analyserade inom-gruppen och välja utom-grupper bland sådana som ursprungligen var inom-grupper. Varken inomgrupperna eller utom-grupperna behöver naturligtvis vara namngivna såsom släkte, familj etc inom den rådande klassificeringen.

En annan bedömning som måste göras är, ifall gemensam förekomst av apomorfa karaktärer hos två grupper beror på arv från en gemensam stamart (synapomorfi) eller på att karaktären uppkommit i var och en av de två grupperna. Det senare kan ha skett som en förändring av samma utgångstillstånd (parallellism) eller genom utveckling från olika karaktärstillstånd (konvergens). De äkta synapomorfierna uppträder i ett visst mönster, genom att de sammanbinder grupper som har ett gemensamt ursprung. Konvergenser och parallellismer kan förväntas förekomma hos helt andra kombinationer av grupper och bildar inte något samstämmigt mönster. En samstämmighet mellan flera olika apomorfier är alltså ett indicium på att det rör sig om äkta

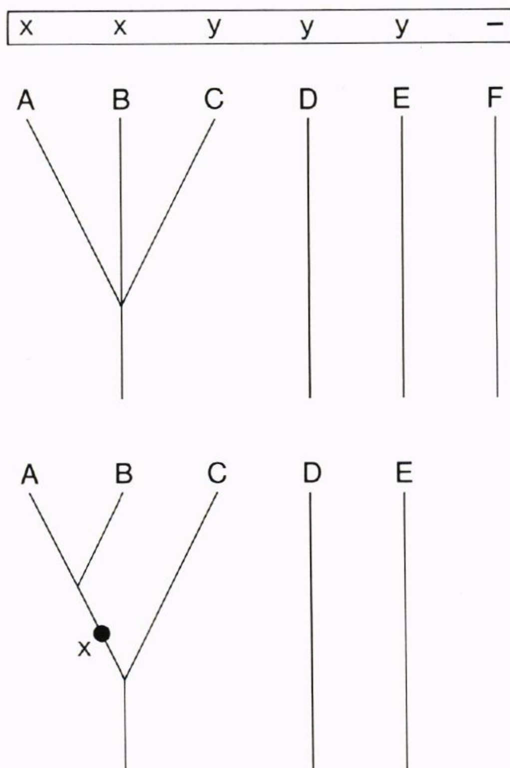


Fig. 1. Ett enkelt exempel på utom-gruppsjämförelse. ABC är en monofyletisk grupp som skall analyseras (inom-gruppen). Grupperna A och B har karaktärstillståndet *x* medan gruppen C har tillståndet *y*. Tillståndet *y* bedöms som plesiomorft, då det återfinns i utom-grupperna D och E. Därmed kan ett kladogram konstrueras, där AB är systergrupp till C. Gruppen F kan ej användas vid denna utom-gruppsjämförelse, eftersom den studerade karaktären saknas hos denna grupp.

Simple example of the out-group comparison method (cf. Watrous & Wheeler 1981). ABC is a monophyletic group which should be analyzed (the in-group). Groups A and B possess the character-state *x* while group C possesses state *y*. The *y* state is considered plesiomorphic because it is the state found in the out-groups D and E. A cladogram can thereby be constructed in which AB is the sister-group of C. Group F cannot be used in this out-group comparison because the character in question is missing in this group.

synapomorfier. Vid karaktärsanalysen söker man det utvecklingshistoriska mönster, som förutsätter ett minimum av tillbakautvecklade karaktärstillstånd, parallellismer och konvergenser.

Utrymmet här tillåter inte att jag går närmare in på den kladistiska analysens metodik och bakomliggande teorier (se t ex Eldredge & Cracraft 1980, Wiley 1981). Det bör dock stå klart, att man vid en kladistisk analys gör ett antagande för varje karaktär om dess polaritet, dvs vilket tillstånd som är apomorft respektive plesiomorft på en viss nivå. Dessa antaganden stöder sig på utom-gruppsjämförelser som bör var redovisade. Vidare tvingas man i karaktärsanalysen bedöma vilka gemensamma förekomster av apomorfa karaktärstillstånd som inte är äkta synapomorfier (parallellismer, konvergenser). Även hur denna karaktärsanalys är utförd skall klart framgå, och data skall presenteras så att förnyad analys är möjlig.

Med hjälp av den kladistiska analysen kan man alltså bygga upp en systematisk grundstomme, vars uppbyggnad är redovisad och fullt tillgänglig för kritik. En kladistisk analys möjliggör för var och en som studerar gruppen att förnya analysen, så snart nya data finns tillgängliga eller när data av någon anledning tolkas annorlunda. Analysen kan alltså successivt byggas ut och varje steg är redovisat, så att det kan bekräftas eller förkastas av senare forskning.

Fylogenetisk klassificering

Den formella klassificeringen kommer sedan att baseras på slutresultatet av den kladistiska analysen. Enligt den fylogenetiska systematikens principer erkänns endast strikt monofyletiska grupper, dvs sådana som omfattar alla arter som härstammar från en gemensam stamart. Även om andra principer skulle följas vid utarbetandet av klassificeringen (se t ex Ashlock 1980), är ändå en korrekt utförd och fullständigt redovisad kladistisk analys av stort värde för utvecklingen av den systematiska kunskapen inom gruppen.

Det bör framhållas att en fylogenetisk klassificering inte behöver bli mer komplicerad än en traditionell. Alla monofyletiska grupper behöver naturligtvis inte ges ett namn. Ifall ett antal monofyletiska grupper är avgrenade i en rak sekvens, kan man låta dem få samma rang. Deras fylogenetiska släktskapsförhållanden visas då genom att de ordnas i den ordning som de avgrenats (Fig. 2) (Nelson 1974, Wiley 1979, 1981). Över huvud taget anser jag det vara klokt att hålla antalet formella kategorier i klassificeringen vid ett minimum. Informella grupper av arter

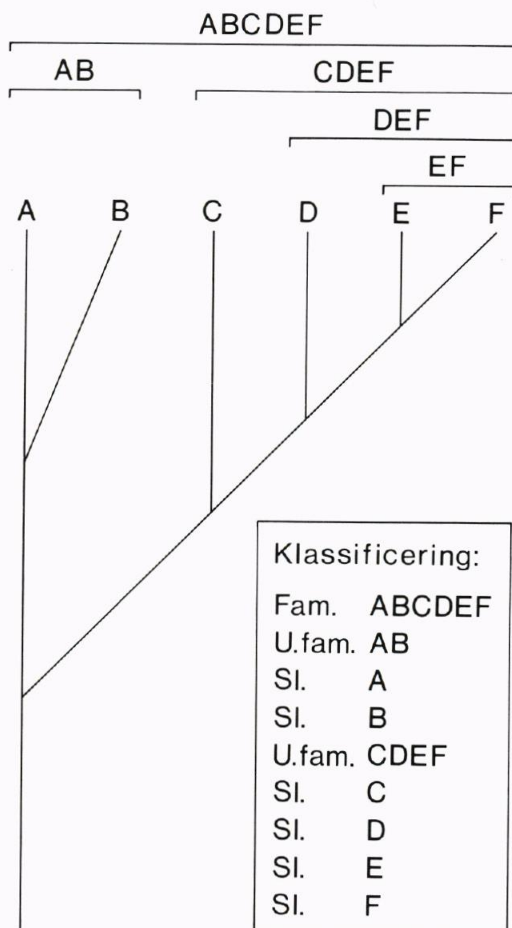


Fig. 2. Exempel på hur ett kladogram kan överföras till en klassificering i enlighet med den s k sekvenskonventionen.

An example of how a cladogram can be transformed into a classification when the sequenceing convention is applied (cf. Nelson 1974, Wiley 1979, 1981). U.fam. = subfamily, Sl. = genus.

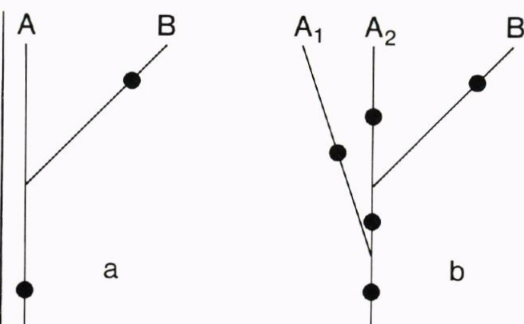


Fig. 3. a) Inom en monofyletisk grupp AB kan gruppen B urskiljas genom att den ensam har ett antal apomorfa karaktärstillstånd (autapomorfier). Sådana för gruppen unika apomorfier förefaller däremot att saknas hos gruppen A. Om A genom sina plesiomorfier skiljer sig avsevärt från B, kan det vara lämpligt att A behålls som ett interimistiskt taxon. b) Upptäcks nya karaktärer som förändrar kladogrammet, såsom i figur b, måste gruppen A uppdelas. Lämpligt är här att erkänna tre taxa av samma rang: A_1, A_2 och B (i enlighet med sekvenskonventionen). Det vore däremot i detta fall olämpligt att ge den monofyletiska gruppen A_2B ett taxonomiskt namn, eftersom både gruppen A_1 och A_2 skiljer sig avsevärt från B genom sina plesiomorfier.

a) Within a monophyletic group, AB, a group B can be distinguished because it, alone, possesses some apomorphic character-states (autapomorphies). Such unique apomorphies appear, however, to be missing in group A. If group A, through its plesiomorphies, differs significantly from B, it may be convenient to keep A as an interim taxon (cf. Achterberg 1984). b) If new characters are discovered which change the cladogram as in figure b, then group A must be split. Here it is appropriate to recognize three taxa of the same rank: A_1, A_2, and B (in accordance with the sequencing convention). In this case, it would not be suitable to give the monophyletic group A_2B a taxonomic name because both A_1 and A_2 differ considerably from B due to their plesiomorphies.

eller släkten ger likvärdigt informationsinnehåll men orsakar inga nomenklatoriska problem vid framtida taxonomiska förändringar.

Skillnaden mellan en stor del av dagens parasitstekelklassificering och ett fylogenetiskt system är påfallande. I den rådande klassificeringen leder varje specialisering genast till etablerandet av ett taxon av förhållandevis hög rang. Man får därigenom stora grupper som inte visar några drastiska specialiseringar och ett otal små specialiserade grupper av samma eller t o m högre rang. Det skall dock sägas, att det även efter en kladistisk analys ofta kvarstår grupper som ej kan påvisas vara monofyletiska, därför att de saknar apomorfa karaktärer unika för gruppen. Specialiserade grupper som enligt analysen härstammar från stamarter med den ospecialiserade gruppens karaktärer bör tillsammans med denna grupp inordnas i ett monofyletiskt taxon. Underordnade taxa kan sedan etableras så långt analy-

sen tillåter (se Kristensen 1982). Ibland kan det dock vara lämpligt att tills vidare behålla distinkta och tidigare erkända grupper, vars monofyli ej kunnat styrkas men ej heller motsägas (Fig. 3) (Nordlander 1981: 400, 1982a: 290).

Slutsatser

Slutligen vill jag upprepa att min uppfattning är, att det inte finns något skäl att avstå från den kladistiska analysen vid systematiska studier av stora och fragmentariskt kända grupper som parasitteklar. Naturligtvis får man räkna med förändringar när nya data uppträder, men den kladistiska metodiken möjliggör just att dessa data direkt kan användas i en utvidgad analys. Den kladistiska analysen tvingar också forskaren att undersöka och ta ställning till frågor som det annars är lätt att kunna lämna därhän. Vidare innebär utom-gruppsjämförelserna ofta en betydande utvidgning av varje studie. Det blir härigenom uppenbart att man inte kan bedriva systematiska studier ovanför artnivån baserade på faunan inom ett begränsat geografiskt område.

Litteratur

Achterberg, C. van 1976a. A revision of the tribus Blacini (Hym., Braconidae, Helconinae). – Tijdschr. Ent. 118 (7):159–322.

— 1976b. A preliminary key to the subfamilies of the Braconidae (Hym.). – Tijdschr. Ent. 119 (3):33–78.

— 1984. Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). – Ent. Tidskr. 105: 41–58.

Ashlock, P. D. 1980. An evolutionary systematist's view of classification. – Syst. Zool. 28:441–450.

Bremer, K. & Wanntorp, H.-E. 1982. Fylogenetisk systematik. – Svensk bot. Tidskr. 76:177–183.

Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Methods and theory in comparative biology. New York (Columbia University Press). 349 pp.

Gibson, G. A. P. 1982. North American students of Chalcidoidea. – Proctos (mimeographed newsletter; L. Masner & N. F. Johnson Eds.) 5:7–8.

Griffiths, G. C. D. 1964. The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). I. General questions of taxonomy, biology and evolution. – Beitr. Ent. 14:823–914.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana (University Illinois Press). 263 pp.

Hespenheide, H. A. 1979. Are there fewer parasitoids in the tropics? – Am. Nat. 113(5):766–769.

Illies, J. 1983. Changing concepts in biogeography. – Ann. Rev. Ent. 28:391–406.

Kristensen, N.P. 1982. Splitting or widening: remarks on the taxonomic treatment of paraphyletic taxa. – Ann. zool. fenn. 19:201–202.

Jong, R. de 1980. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. – Z. zool. Syst. Evolutions-Forsch. 18:1–23.

Mason, W. R. M. 1981. The polyphyletic nature of Apanteles Foerster (Hymenoptera: Braconidae): a phylogeny and reclassification of Microgastrinae. – Mem. ent. Soc. Can. 115:1–147.

Masner, L. 1979. Hymenoptera. *In*: Danks, H. V. (Ed.) Canada and its insect fauna. – Mem. ent. Soc. Can. 108: 1–573, pp. 485–508.

Nelson, G. J. 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationship. – Syst. Zool. 22:344–359.

Nordlander, G. 1981. A review of the genus Trybliographa Förster, 1869. (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae) – Ent. scand. 12:381–402.

— 1982a. Identities and relationships of the previously confused genera Odonteucoila, Coneucoela, and Trichoplasta. (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). – Ent. scand. 13:269–292.

— 1982b. Systematics and phylogeny of an interrelated group of genera within the family Eucoilidae (Insecta: Hymenoptera, Cynipoidea). – Doctoral dissertation (summary and conclusions based upon five published articles), Dept. of Zoology, Stockholm. 34 pp.

Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. – Syst. Zool. 30:1–11.

Wiley, E. O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. – Syst. Zool. 28:308–337.

— 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. New York (John Wiley & Sons). 439 pp.